

# ÉVOLUTION CLIMATIQUE ET DIVERSITÉ CHEZ LES MAMMIFÈRES EN EUROPE CENTRALE DEPUIS LE PLIOCÈNE

**SOPHIE MONTUIRE**

MONTUIRE S. 1995. Evolution climatique et diversité chez les mammifères en Europe centrale depuis le Pliocène. [Climatic evolution and mammal diversity in Central Europe since the Pliocene]. *GEÓBIOS*, **M.S. 18** : 313-327.

## RÉSUMÉ

L'évolution de la diversité observée chez les mammifères d'Europe centrale depuis le Pliocène coïncide avec celle du climat global déduit des variations des rapports des isotopes de l'oxygène. Les fluctuations nettes de la diversité spécifique résultent de changement important de température et correspondent à un signal dans les séquences fauniques. La cohérence entre les variations des paramètres de diversité et celle du climat indique que les changements de biodiversité peuvent être utilisés comme marqueur des changements climatiques et qu'ils permettront également d'ajuster certaines corrélations chronologiques.

**MOTS-CLÉS** : EUROPE CENTRALE, PLIOCÈNE, QUATERNAIRE, MAMMIFÈRES, DIVERSITÉ, CÉNOGRAMME, CLIMAT.

## ABSTRACT

The evolution of mammalian diversity in Central Europe since the Pliocene coincides with that of the global climate as deduced from the oxygen isotope ratio. Important temperature changes result in marked fluctuations in species diversity, which correspond to signal in faunal sequences. Consistency between variation of diversity and that of climate points out that biodiversity changes can be used as markers of climatic changes and that they will be useful as chronological correlation tool.

**KEY-WORDS** : CENTRAL EUROPE, PLIOCENE, QUATERNARY, MAMMALS, DIVERSITY, CENOGRAM, CLIMATE.

## INTRODUCTION

Un certain nombre de travaux ont mis en évidence une concordance entre l'évolution de la diversité spécifique, chez les mammifères en particulier, et celle du climat, plus spécialement les températures (e. g. Horáček 1985 ; Legendre 1987 ; Legendre & Hartenberger 1992). La présente étude se propose d'illustrer et de vérifier cette hypothèse, en s'appuyant sur les faunes mammaliennes de Hongrie bien documentées et répertoriées dans la monographie de Jánossy (1986).

Parmi les mammifères qui composent ces faunes, les rongeurs représentent l'un des groupes les

mieux étudiés : la famille des Arvicolidae, qui permet également l'interprétation biochronologique de ces faunes, y constitue un groupe relativement abondant et bien analysé. Diverses études ont montré que ces derniers réagissaient à différents paramètres climatiques (e. g. Chaline 1972 ; Chaline & Brochet 1989 ; Horáček 1990). Ainsi, ce travail s'attachera également à suivre l'évolution du nombre et de la position particulière en terme de poids des espèces d'Arvicolidae au sein de différentes faunes hongroises grâce notamment à la méthode des cénogrammes (Legendre 1989).

AGE	EPOQUE	ETAGE	LOCALITES
	HOLOCENE		Rejte 1-9 — Rigó 1-5
-0,05	P L E I S T O C E N E	TYRRHENIEN	Pilissszántó 1-3 — Remetehegy 1-2 — Petényi
			Bivak
			Érd — Tokod — Istállóskő
			Subalyuk
			Kálmán IV-V
-0,10			Portyuk
			Süttö 9
			Süttö 1-2-4
			Hórvölgy
-0,20		MILAZZIEN	Castle Hill Hilton
			Nagyharsányhegy 6
			Uppony 1-3
-0,30			25 Fortuna Street
			Vértesszőlős 2
	P L I O C E N E	SICILIEN	Tarkő 2
			Tarkő 3
			Tarkő 5-11
-0,40			Kövesvárad
-0,50		EMILIEN	Somssich Hill 2
-1,00		CALABRIEN	Osztramos 3
			Osztramos 2
			Nagyharsányhegy 4
-2,00	P L I O C E N E	PIACENZIEN	Villány 5
			Osztramos 3
			Villány 3
-3,00		ZANCLEEN	Beregend 5
			Osztramos 7
-4,00			Csarnóta 2

Tableau 1 - Echelle et position chronologique des gisements analysés dans ce travail. Les âges, à gauche, sont donnés en millions d'années. Les localités en gras sont celles utilisées pour les cénogrammes. *Chronological time scale and position of localities used in this work. Ages on the left are given in million years. Localities in bold are those used for cenograms.*

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le cadre géographique et chronologique de ce travail est la Hongrie (Europe centrale) depuis le Pliocène jusqu'à l'Holocène. La répartition stratigraphique des faunes analysées s'étend du Pliocène à l'Holocène, à savoir ici de -4 Ma à -9 000 ans (Tabl. 1). L'échelle de temps est découpée en trois parties pour faciliter la lecture des différents graphiques : de -4 Ma à -400 000 ans, de -400 000 à -40 000, et de -40 000 à -9 000 ans.

Parmi les différentes faunes hongroises, les plus complètes - 39 au total - ont été sélectionnées. Les listes fauniques (Tabl. 2) ont été prises dans Jánossy (1986) et Demeter & Topál (1987). Les carnivores et les chiroptères, mal déterminés ou

variablement représentés dans ces faunes, ont été exclus de ce travail.

La diversité, premier critère choisi pour cette étude, correspond au nombre absolu des espèces prises en compte recensées dans chaque faune. Une analyse particulière a été conduite en distinguant petites et grandes espèces. La limite séparant les petites espèces des grandes correspond au poids de 500 grammes, qui est un point critique dans les faunes de mammifères (voir : Gingerich 1989 ; Legendre 1989). Les petites espèces comprennent la plupart des insectivores et des rongeurs et les grandes les ongulés ainsi que les lagomorphes et quelques rongeurs et insectivores de grande taille.

La distribution pondérale des Arvicolidae dans les faunes locales, deuxième critère étudié, est déterminée en utilisant la méthode des cénogrammes (Legendre 1986, 1989). Un cénogramme est construit en portant en ordonnée le poids des espèces exprimé en logarithme et en abscisse le rang occupé par les espèces au sein d'une communauté de mammifères en les classant par ordre de taille décroissant.

Les indications climatiques nécessaires à cette étude sont fournies par les rapports des isotopes de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) des tests de foraminifères mesurés dans différents forages océaniques, à savoir, le forage DSDP 552 dans l'Atlantique Nord (Shackleton & Hall 1985) et 5 autres (DSDP 502, RC11-120, V12-174, V28-238, V30-40 ; Imbrie *et al.* 1984).

## RÉSULTATS

### DU PLIOCÈNE AU DÉBUT DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR

#### Diversité spécifique

La diversité spécifique varie au cours du temps. Le niveau de diversité totale c'est-à-dire du nombre cumulé de petites et de grandes espèces chute à -3,1 Ma et -2,3 Ma (Fig. 1). Sur le plan qualitatif, ces chutes du niveau de diversité affectent aussi bien les grandes que les petites espèces, mais de façon variable. Ainsi, la chute datée à -2,3 Ma affecte plus particulièrement les grandes espèces (Fig. 2).

La chute de diversité observée à -3,1 Ma ne peut être reliée à aucun changement climatique d'après la courbe isotopique, qui ne présente aucun événement marqué à ce niveau (Fig. 4). Au contraire, la chute du niveau de diversité très

Tableau 2.1

Tableau 2.1	Csarnád 2	Osztramos 7	Beremend 5	Villány 3	Osztramos 3	Villány 5	Nagyharsányhegy 4	Osztramos 2	Osztramos 8	Somssich Hill 2	Kővesvárarad	Tarkó 5-11	Tarkó 3	Tarkó 2	Vértesszőlős 2	25 Fortuna Street	Uppony 1	Uppony 2	Uppony 3	Nagyharsányhegy 6	Castle Hill Hilton	Hörvölgy	Szűtő 1-2-4	Szűtő 9	Pörlyuk	Kálmán IV	Kálmán V	Subalyuk	Erd	Tokod	Istállóskő	Bivak	Piliszsztánó 1	Piliszsztánó 2	Piliszsztánó 3	Remetehegy 1	Remetehegy 2	Pétényi	Reflekt 9	Reflekt 1	Rigó 1-5	Kiskunság				
<i>Erinaceus concolor</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Erinaceus europaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Erinaceus ostromosi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Erinaceus praeglacialis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	cf.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Erinaceus</i> sp.	cf.	.	.	+	+	+	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Hemiechinus samsonowiczi</i>	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Desmana kosmosi</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Desmana moschata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Desmana nehringi</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Desmana thermalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	aff.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
<i>Desmana</i> sp.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Talpa csarnotana</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Talpa europaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	cf.	cf.	cf.	+	.	cf.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Talpa fossilis</i>	cf.	.	.	+	cf.	+	+	cf.	+	+	+	+	+	+	+	cf.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.		
<i>Talpa minor</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Talpa</i> sp.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Beremendia fissidens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Blarinoides mariae</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura kornfeldi</i>	.	.	.	+	cf.	+	.	aff.	aff.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura leucodon</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura leucodon/russula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Crocidura obtusa</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	aff.	+	cf.	+	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura robusta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Crocidura russula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura suaveolens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Crocidura</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Drepanosorex margaritodon</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Macroneomys brachygnathus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Neomys anomalus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+		
<i>Neomys fodiens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+		
<i>Neomys</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Petenyia hungarica</i>	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Petenyiella gracilis</i>	+	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Sorex araneus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sorex margaritodon</i>	.	.	.	.	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Sorex praeminutus</i>	.	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Sorex minutus</i>	.	.	+	.	+	.	.	cf.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Sorex rintonensis</i>	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	aff.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sorex subaraneus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	aff.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Sorex</i> sp.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Soriculus gibberodon</i>	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Soriculus</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dolichopithecus</i> sp.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Macaca</i> sp.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ochotona pusilla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	cf.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.		
<i>Ochotona spelaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ochotona</i> sp.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Ochotonoides csarnotanus</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Hypolagus beremendensis</i>	cf.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Lepus capensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Lepus praetimidus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Lepus terraerubrae</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Lepus timidus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Lepus</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	.	.	.	.	.	+	.	cf.	aff.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Pliolagus beremendensis</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Dryomimus eliomvoldes</i>	+	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	



Tableau 2.3

[illegible]

Tableau 2.4

Tableau 2.4

--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--



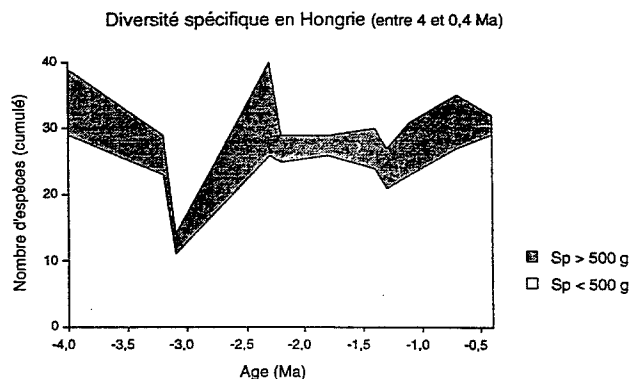


Figure 1 - Evolution de la diversité totale observée dans la séquence de faunes hongroises, entre -4,0 Ma et -400 000 ans. La limite entre petites et grandes espèces correspond au poids moyen de 500 grammes. Les carnivores et les chiroptères n'ont pas été comptabilisés (voir texte), comme dans tous les autres graphiques. *Evolution of the total diversity observed in the Hungarian mammalian fauna sequence, between -4.0 My and -400,000 years. The body weight threshold between small and large species corresponds to 500 grams. Carnivores and bats are excluded (see text), like in all other graphs.*

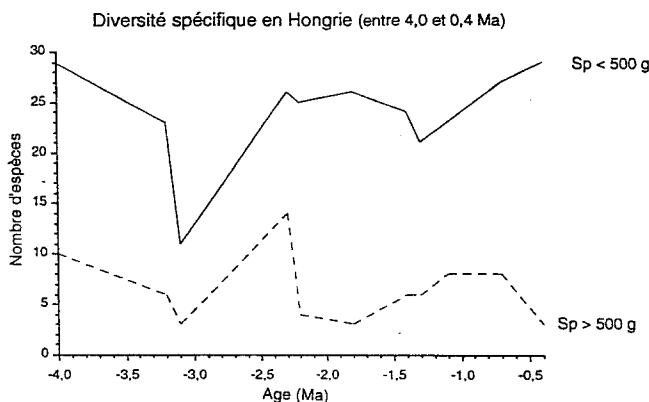


Figure 2 - Evolution comparée de la diversité spécifique des petites et grandes espèces, entre -4,0 Ma et -400,000 years. *Compared evolution of species diversity of small and large species, between -4.0 My and -400,000 years.*

La figure 7, présentant les différents cénogrammes positionnés en fonction du temps, montre que les espèces d'Arvicolidae ne changent pas de rang dans l'intervalle qu'elles occupent habituellement à l'intérieur des faunes. Elles ne se situent jamais ou que très rarement parmi les plus petites espèces qui correspondent aux insectivores. Les espèces sont, en revanche, toujours présentes autour du point d'inflexion marqué sur le cénogramme à 500 grammes. Ainsi, quelque soit leur nombre, les espèces d'Arvicolidae se placent quasiment toujours dans le même intervalle qui correspond aux rangs de taille moyenne.

## DE LA FIN DU PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR À L'ACTUEL

### Diversité spécifique

De -40 000 à -20 000 ans, le niveau de diversité totale (Fig. 9) fluctue autour d'une moyenne. Mais, entre -20 000 et -15 000 ans, une très nette augmentation du nombre des espèces est observée. Sur le plan qualitatif, cette augmentation concerne essentiellement les petites espèces (Fig. 10). La courbe isotopique (Fig. 8) montre qu'un net réchauffement débute à -20 000 ans. Or, les auteurs s'accordent actuellement à dire que l'amorce de la déglaciation à la fin du Quaternaire est datée à environ -15 000 ans (Duplessis *et al.* 1981). Le réchauffement observé sur la courbe isotopique marquant cet événement de déglaciation coïncide parfaitement ici avec la très nette augmentation du niveau de la diversité spécifique, surtout en ce qui concerne le nombre de petites espèces.

### Évolution des arvicolidae

Le même constat que pour la diversité totale est fait pour le nombre d'espèces d'Arvicolidae. En reprenant la séquence exposée à la figure 7, on constate que, jusqu'à -20 000 ans, le nombre d'espèces d'Arvicolidae est faible.

### Evolution des arvicolidae

Pour la période concernée, si l'on s'attache plus précisément à l'évolution du nombre d'espèces ap-

faune de Porlyuk le nombre d'espèces est faible. Au contraire, à partir de -20 000 ans, à l'intérieur de la faune de Pilisszántó 3, les espèces sont nettement plus nombreuses, de même à -15 000 ans au sein de la faune de Petényi.



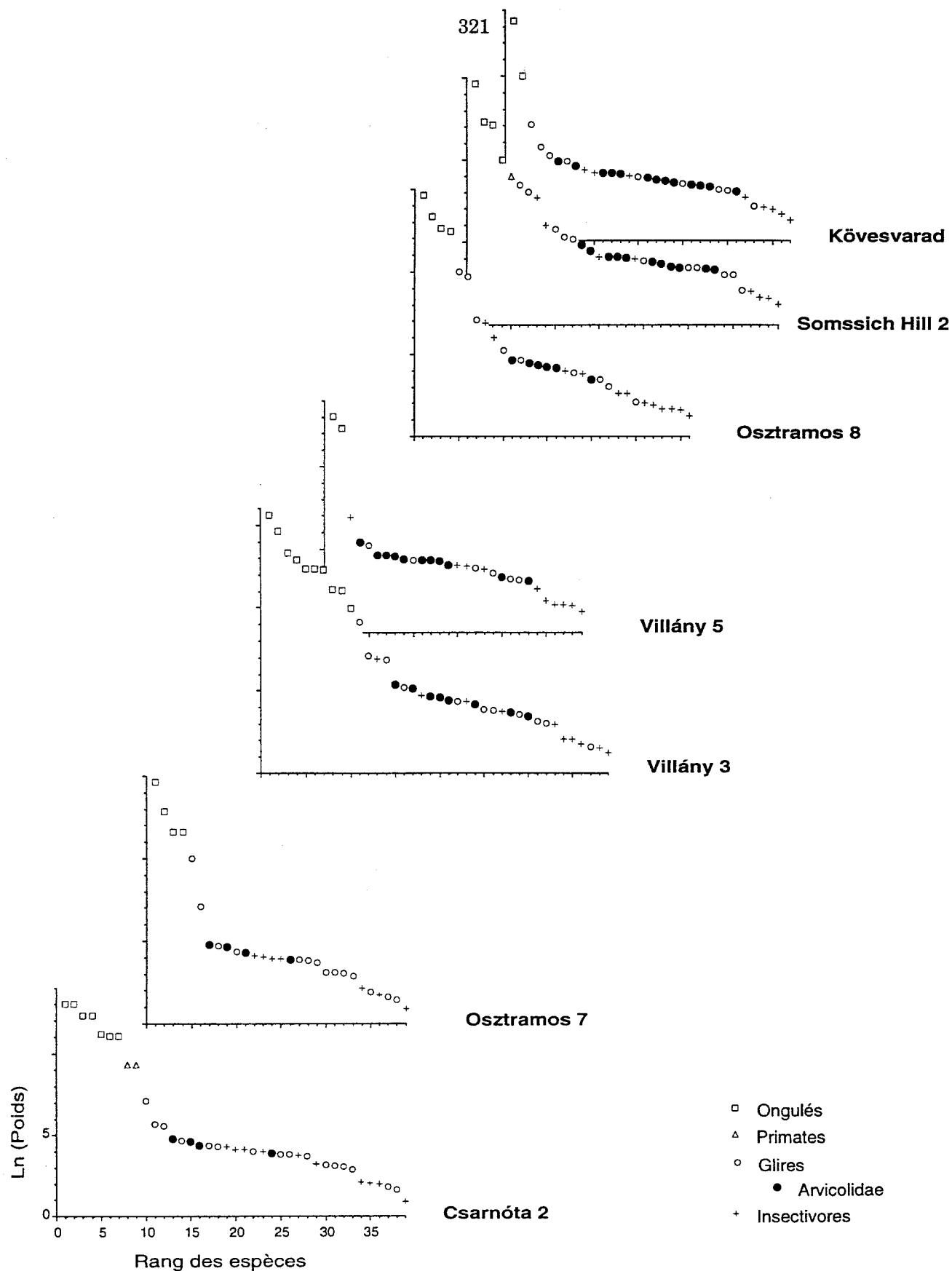


Figure 3 - Séquence de cénoogrammes de faunes hongroises, entre 4,0 Ma et 400 000 ans. La position des cénoogrammes les uns par rapport aux autres est fonction du temps. *Sequence of cenograms for Hungarian faunas between 4.0 My and 400,000 years. Cenograms are arranged according to their chronological position.*

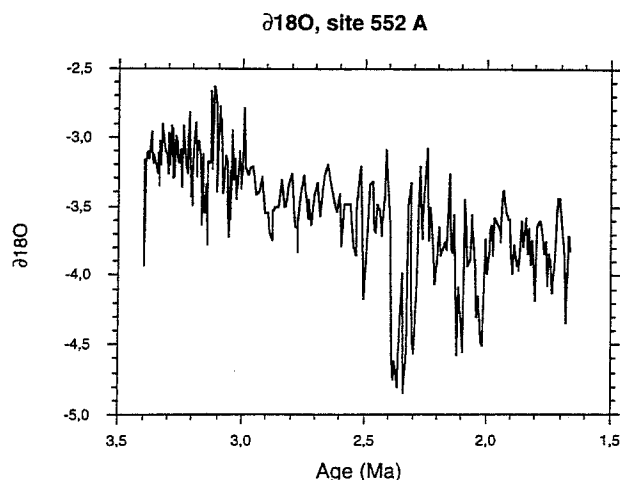


Figure 4 - Courbe des isotopes de l'oxygène d'après les données issues du forage DSDP 552 dans l'Atlantique Nord entre -3,5 et -1,6 Ma (d'après Shackleton & Hall 1985). *Oxygen isotope curve according to the data from the North Atlantic DSDP 552 drilling between -3.5 and -1.6 My (after Shackleton & Hall 1985).*

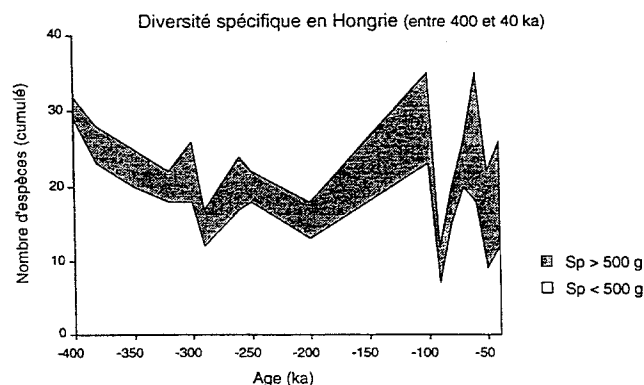


Figure 5 - Evolution de la diversité totale entre -400 000 et -40 000 ans. *Evolution of the total diversity between -400,000 and -40,000 years.*

autour du point d'inflexion des 500 grammes, que l'on ne retrouve plus à la fin de la séquence. Dans la faune actuelle de Kiskunság, une espèce, dont le poids dépasse nettement les 500 grammes, est présente : *Ondatra zibethicus*.

## TEST STATISTIQUE

Un test statistique simple permet de montrer que les variations importantes du niveau de diversité évoquées plus haut diffèrent de façon significative des variations aléatoires à l'intérieur des faunes. En portant sur un graphique les différences successives observées du nombre des espèces (Fig. 11), les limites des valeurs normalement distribuées peuvent être empiriquement fixées à

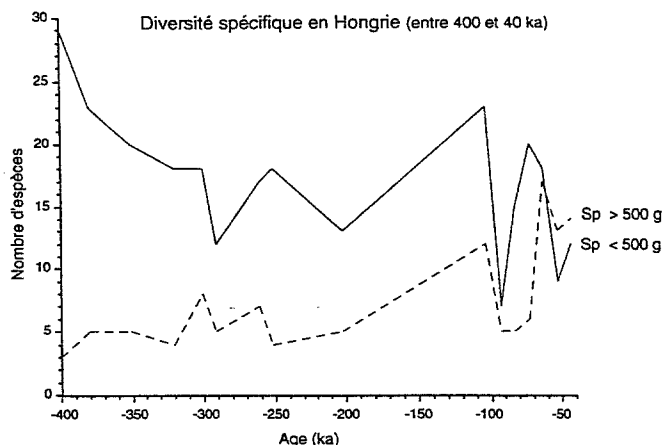


Figure 6 - Evolution comparée de la diversité spécifique des petites et grandes espèces, entre -400 000 et -40 000 ans. *Compared evolution of species diversity of small and large species, between -400,000 and -40,000 years.*

6 - ou à 4 - pour les petites et à 5 pour les grandes espèces. À l'aide des valeurs comprises entre 0 et ces limites, on détermine les paramètres statistiques pour des fluctuations aléatoires (Tabl. 3). En comparant chaque valeur à cette moyenne à l'aide du test développé par Sokal & Rohlf (1981, p. 231), on constate que toute variation supérieure à 8 - ou 5 - pour les petites espèces, et à 6 pour les grandes, est significativement différente de variations aléatoires (Tabl. 3).

Les figures 12 à 14 montrent l'évolution des écarts de petites et de grandes espèces pour les trois périodes étudiées dans ce travail, à savoir de -4 Ma à -400 000 ans, de -400 000 à -40 000 et de -40 000 à l'actuel. On constate ainsi que les plus grands écarts observés coïncident bien avec les événements climatiques décrits précédemment.

## DISCUSSION

En conséquence, cette étude confirme l'existence d'une concordance entre l'évolution de la diversité observée chez les mammifères et celle du climat global. Mais, elle permet aussi de mettre en évidence l'importance de l'aspect qualitatif à l'intérieur des faunes dans la mesure où les réactions aux changements de températures s'opèrent quelque peu différemment entre les petites et les grandes espèces. On constate en effet qu'une chute nette des températures affecte de façon importante les grandes espèces, comme c'est le cas à -2,3 Ma (Fig. 2), alors que les petites espèces paraissent être plus sensibles à un réchauffement, comme l'indique la courbe à -20 000 ans (Fig. 10). Cette constatation est vraisemblablement à met-

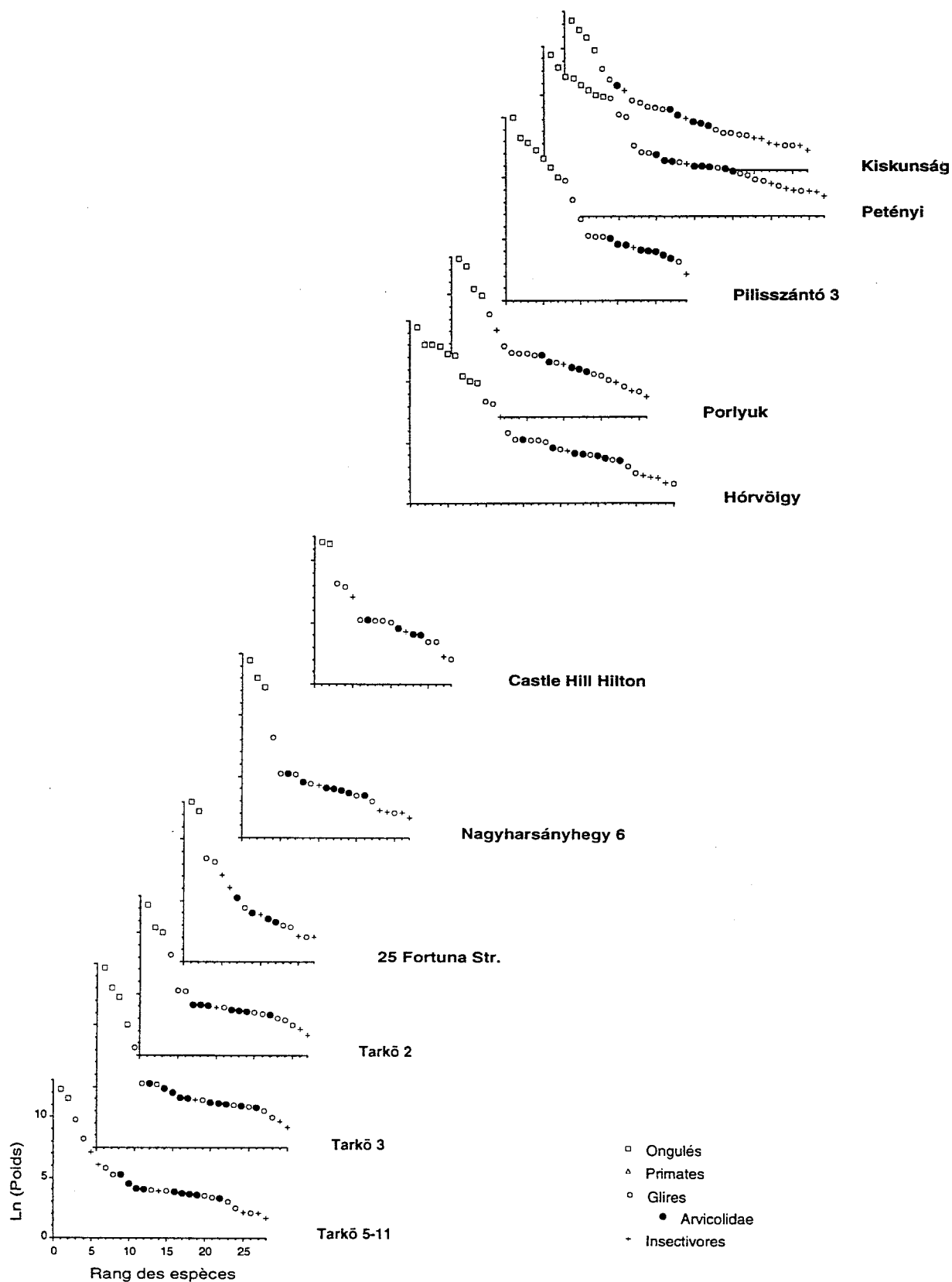


Figure 7 - Séquence de cénogrammes de faunes hongroises, entre -400 000 et l'actuel. La position des cénogrammes les uns par rapport aux autres est fonction du temps. *Sequence of cenogram for Hungarian faunas between -400,000 years and the present.*

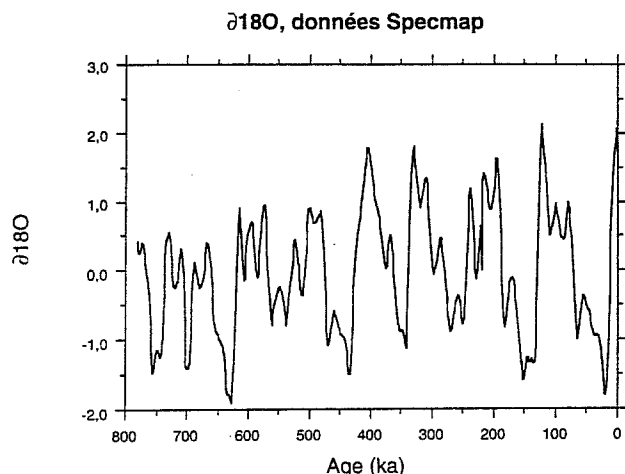


Figure 8 - Courbe isotopique d'après les données issues de 5 forages océaniques (DSDP 502, RC 11-120, V12-174, V28-238, V30-40 ; d'après Imbrie *et al.* 1984) entre -800 000 ans et l'actuel. *Oxygen isotope curve according to the data from 5 drillings (DSDP 502, RC 11-120, V12-174, V28-238, V30-40 ; after Imbrie et al. 1984) between -800,000 years and the present.*

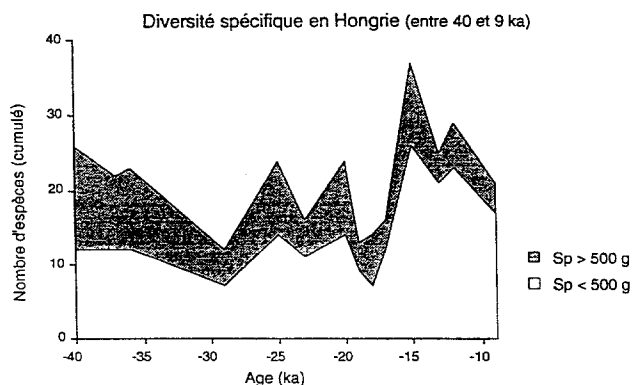


Figure 9 - Evolution de la diversité totale entre -40 000 et -9 000 ans. *Evolution of the total diversity between -40,000 and -9,000 years.*

tre en relation avec un taux de fécondité, une capacité de reproduction ainsi qu'un temps de gestation qui diffèrent entre petites et grandes espèces.

Les différentes études menées jusqu'à présent indiquaient que la diversité avait un niveau directement lié aux températures : à des températures basses correspond un niveau faible de diversité spécifique et à l'inverse, celui-ci est plus élevé dès lors que les températures sont hautes. L'analyse présentée ici montre cependant que le critère de diversité à lui seul ne permet pas de savoir si la

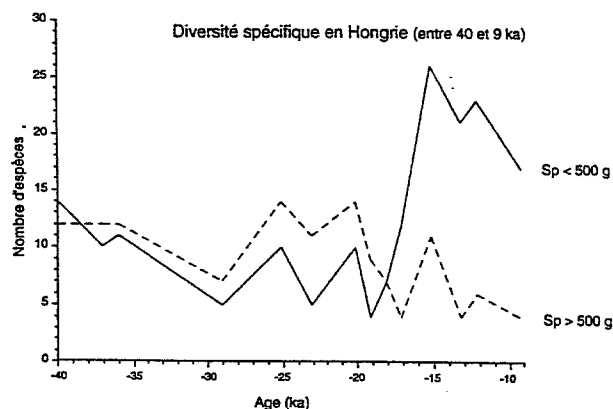


Figure 10 - Evolution comparée de la diversité spécifique des petites et grandes espèces, entre -40 000 et -9 000 ans. *Compared evolution of species diversity of small and large species, between -40,000 and -9,000 years.*

période dans laquelle on se situe est plutôt chaude ou froide. Ce critère met par contre en évidence le signal d'un changement à l'intérieur d'une séquence de faunes. Les observations faites sur l'évolution de la diversité indiquent que les espèces sont affectées au moment d'un choc climatique, tel qu'un refroidissement ou un réchauffement, avec le plus souvent un retour à un niveau de diversité plus ou moins proche de celui initial sans que les températures changent de façon marquée.

Par ailleurs, les fluctuations du nombre d'espèces d'Arvicolidae à l'intérieur de la séquence de faunes pourraient être reliées à des paramètres climatiques : on note par exemple une diminution du nombre d'espèces dans la faune de Castle Hill Hilton datée à environ -200 000 ans, âge auquel la courbe isotopique indique un refroidissement. A l'inverse, au moment de la déglaciation débutant à environ -15 000 ans, les espèces recensées dans les faunes de cette période (Pilisszántó et Petényi) sont plus nombreuses. Dans d'autres cas comme les faunes les plus anciennes, les fluctuations du nombre d'espèces d'Arvicolidae pourraient aussi être dues à la présence d'autres espèces avec notamment des systèmes de compétitions ou encore à de transferts locaux entre différentes faunes.

La cohérence entre les variations des paramètres de diversité et celles du climat permettra d'utiliser les changements de biodiversité comme un indicateur des tendances climatiques. Cette observation permettra d'ajuster certaines corrélations chronologiques entre différentes séquences régionales de faunes mammaliennes et avec les échel-

## Fréquence des fluctuations du nombre d'espèces

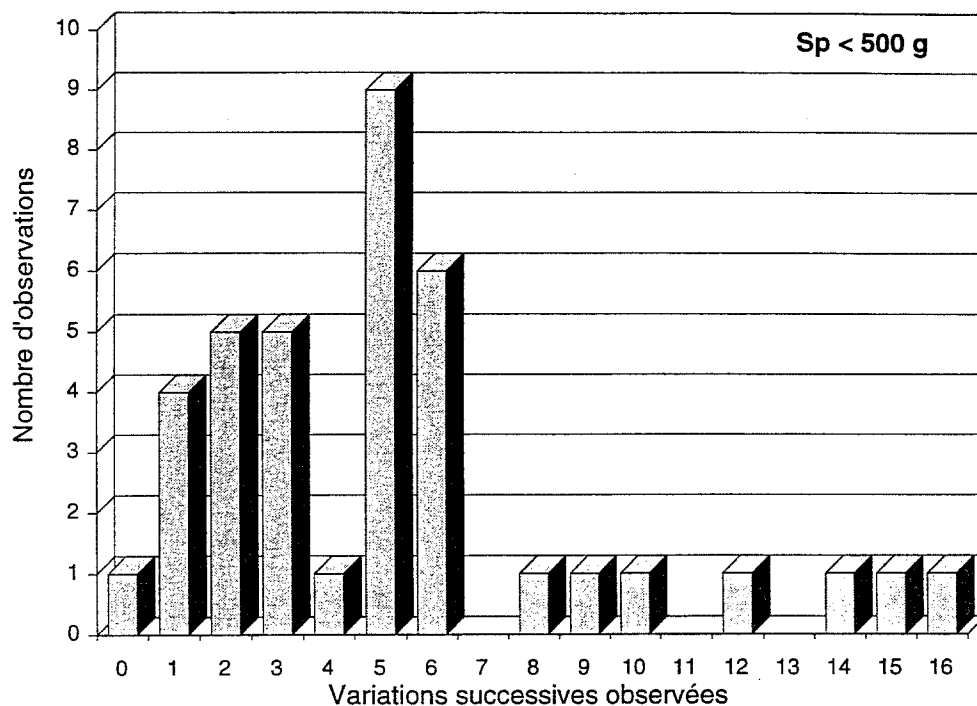
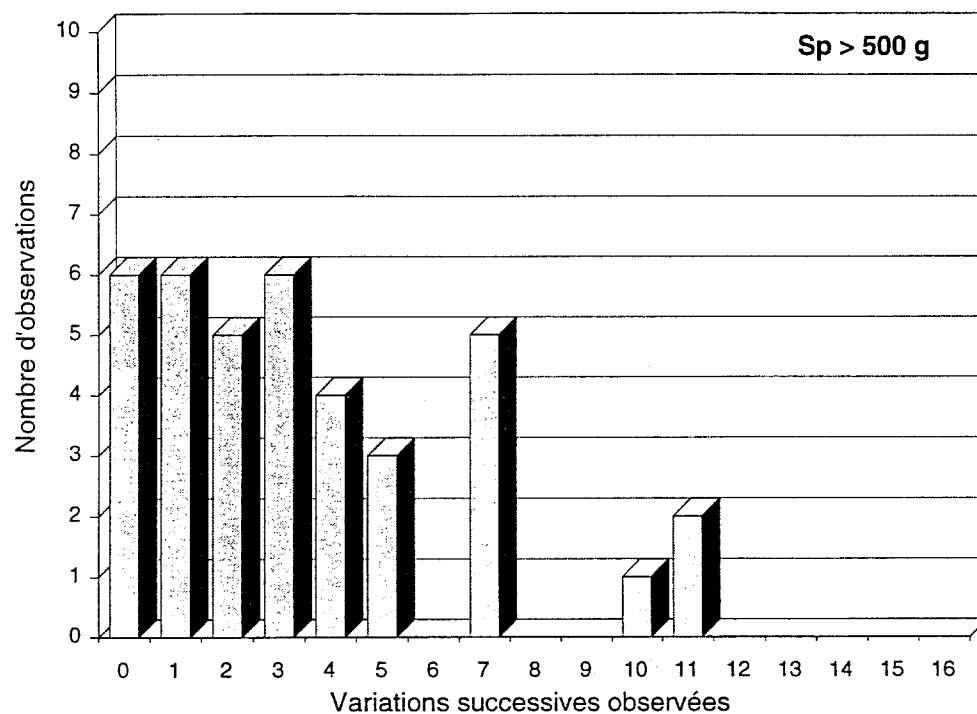


Figure 11 - Histogramme des écarts successifs observés du nombre de petites et de grandes espèces. *Histogram for turnovers of the small and large species.*



les biostratigraphiques et géochronologiques de références.

**Remerciements** - Ce travail constitue la publication n° 95-007 de l'Institut des Sciences de l'Evolution de

Montpellier. Je remercie vivement Serge Legendre pour son aide tout au long de ce travail, Denis-Didier Rousseau qui m'a fourni les différentes données climatiques nécessaires à cette étude ainsi qu'un lecteur anonyme qui m'a suggéré de réaliser un test statistique afin de confirmer les différents résultats.

Catégories	N	Moy. $\pm$ SM	$\sigma$	Valeur de t — Niveau de signification				
				$\Delta N = 5$	$\Delta N = 6$	$\Delta N = 7$	$\Delta N = 8$	$\Delta N = 9$
Sp < 500 g (1)	31	3,677 $\pm$ 0,339	1,887	0,690 -	1,212 -	1,733 -	2,255 +	2,776 ++
	(2) 16	2,062 $\pm$ 0,266	1,063	2,681 +	3,594 ++	4,507 +++	5,419 +++	6,332 +++
Sp > 500 g	30	2,167 $\pm$ 0,300	1,642	1,697 -	2,296 +	2,895 ++	3,495 ++	4,094 +++

Tableau 3 - Résultat du test statistique effectué pour les fluctuations du nombre de petites et de grandes espèces : valeurs "normales" (Moyenne, SM : erreur standard de la moyenne,  $\sigma$  : écart-type) et comparaison avec des valeurs isolées (voir Sokal & Rohlf 1981, p. 231). Pour chaque écart successif ( $\Delta N$ ), les valeurs de t sont données avec leurs niveaux de signification : valeur non significativement différente, + valeur significative avec  $p < 0,05$ , ++ avec  $p < 0,01$  et +++ avec  $p < 0,001$ . Pour les petites espèces, les valeurs normales varient de 0 à 6 (1) et de 0 à 4 (2), alors que pour les grandes, ces valeurs sont comprises entre 0 et 5 (voir Fig. 11 et texte). *Results of statistical test performed on the fluctuations of the number of small and large species : "normal" values (Mean, SM : standard error of the mean,  $\sigma$  : standard deviation) and comparison to isolated values (see Sokal & Rohlf 1981, p. 231). For each turnover ( $\Delta N$ ), the t values are given with the degrees of significance : value not significantly different, + significant value at  $p < 0,05$ , ++ at  $p < 0,01$  and +++ at  $p < 0,001$ . For small species, normal values range from 0 to 6 (1) and from 0 to 4 (2), while these values range from 0 to 5 for large species (see Fig. 11 and text).*

Fluctuation du nombre d'espèces entre -4,0 et -0,4 Ma

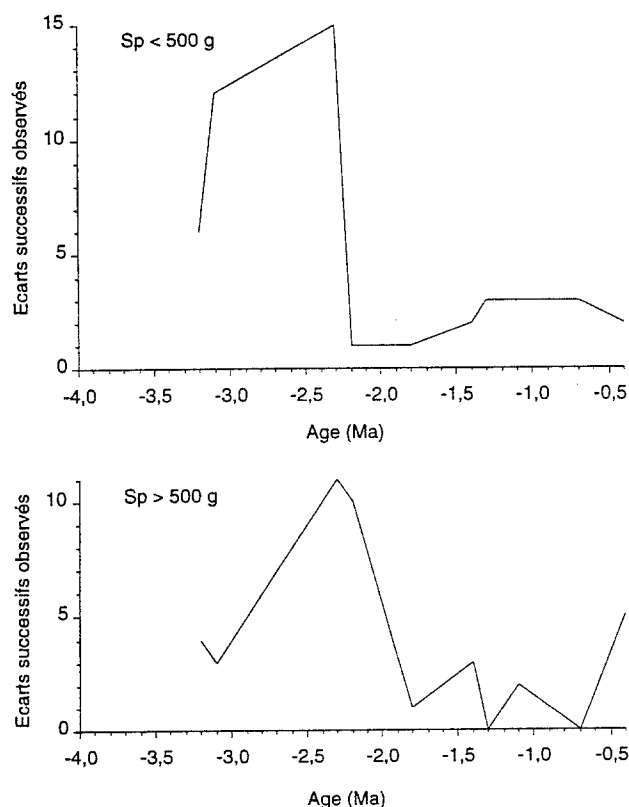


Figure 12 - Evolution des écarts successifs du nombre de petites et grandes espèces entre -4,0 Ma et -400 000 ans. *Turnover evolution of the small and large species between -4.0 My and -400,000 years.*

Fluctuation du nombre d'espèces entre -400 et -40 ka

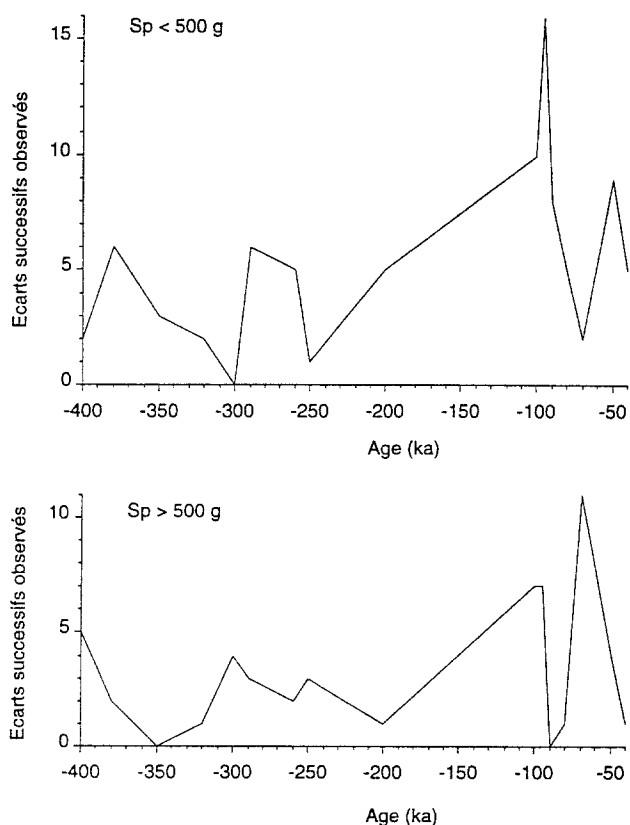


Figure 13 - Evolution des écarts successifs du nombre de petites et grandes espèces entre -400 000 et -40 000 ans. *Turnover evolution of the small and large species between -400,000 and -40,000 years.*

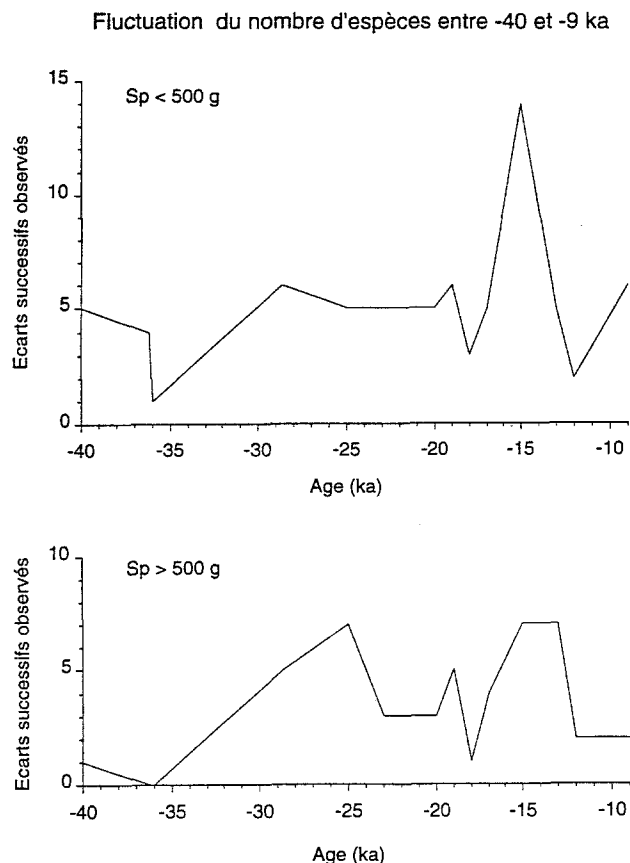


Figure 14 - Evolution des écarts successifs du nombre de petites et grandes espèces de -40 000 et -9 000 ans. *Turnover evolution of the small and large species between -40,000 and -9,000 years.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHALINE J. 1972 - Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Cahier de Paléontologie*, Paris : 1-410.
- CHALINE J. & BROCHET G. 1989 - Les rongeurs. Leurs significations paléoécologiques et paléoclimatiques. In CAMPY M., CHALINE J. & VUILLEMEY M. (éds.) : la Baume de Gigny (Jura), 17 suppl. *Gallia préhistorique*. Edition du C.N.R.S., Paris : 97-109.
- DEMETER A. & TOPÁL Gy. 1987 - Mammals of Kiskunság. In : The fauna of the Kiskunság National Park. Akadémiai Kiadó, Budapest : 446-452.
- DUPLESSY J.-C., DELIBRIAS G., TURON J.-L., PUJOL C. & DUPRAT J. 1981 - Deglacial warming of the Northeastern Atlantic Ocean : correlation with the paleoclimatic evolution of the European Continent. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Amsterdam, **35** : 121-144.
- GINGERICH P.D. 1989 - New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of Northwestern Wyoming : composition and diversity in rarely sampled high-floodplain assemblage. *Papers on Paleontology, University of Michigan*, **28** : 1-97.
- HORÁČEK I. 1985 - Quaternary morphoclines and changes of community structure in European shrews (Mammalia : Soricidae). In MLÍKOVSKÝ J. & NOVÁK V.J.A. (eds.) : Evolution and Morphogenesis. Praha Academia : 799-810.
- HORÁČEK I. 1990 - On the context of Quaternary arvicolid evolution : changes in community development. In FEJFAR O. & HEINRICH W.D. (éds.) : International Symposium Evolution, Phylogeny and Biostratigraphy of Arvicolids (Rodentia, Mammalia). Rohanov (Czechoslovakia) : 201-222.
- IMBRIE J., HAYS J.D., MARTINSON D.G., MCINTYRE A., MIX A.C., MORLEY J.J., PISIAS N.G., PRELL W.L. & SHACKLETON N.J. 1984 - The orbital theory of Pleistocene climate : support from a revised chronology of the marine 18O record. In BERGER A.L., IMBRIE J., HAYS J., KUKLA G. & SALTZMAN B. (éds.) : Milankovitch and Climate. Part. I. Reidel, Dordrecht : 269-305.
- JANÓSSY D. 1986 - Pleistocene vertebrate faunas of Hungary. *Developments in Paleontology and Stratigraphy*, 8. Elsevier, Amsterdam : 208 p.
- LEGENDRE S. 1986 - Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **16** : 191-212.
- LEGENDRE S. 1987 - Concordance entre paléontologie continentale et les événements paléocéanographiques : exemple des faunes de mammifères du Paléogène du Quercy. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, (3), **304** : 45-50.
- LEGENDRE S. 1989 - Les communautés de mammifères du Paléogène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, Munich, (A), **16** : 1-110.
- LEGENDRE S. & HARTENBERGER J.-L. 1992 - Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. In PROTHÉRO D.R. & BERGGREN W.A. (éds.) : Eocene/Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton University Press, Princeton : 518-528.
- SHACKLETON N.J. & HALL M.A. 1985 - Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project Hole 552A : Plio-Pleistocene glacial history. In ROBERTS D.G., SCHNITKER D. et al. : Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. U.S. Govt Printing Office, Washington, **81** : 599-609.
- SOKAL R.R. & ROHLF J. 1981 - Biometry. The principles and practice of statistics in Biological Research, 2nd edition. W.H. Freeman and Company, New York : 859 p.

**S. MONTUIRE**

Université Montpellier II  
Laboratoire de Paléontologie

Institut des Sciences de l'Évolution et URA 327 du CNRS  
Place Eugène Bataillon  
F-34095 Montpellier Cedex 5